



## La compleja realidad de las infecciones mixtas por virus y fitoplasmas en el cultivo de la papaya (*Carica papaya* L.)

### The complex reality of mixed infections by viruses and phytoplasmas in papaya (*Carica papaya* L.) cultivation

Maylin de la Cruz Martín\* 

Laboratorio Provincial de Sanidad Vegetal de Villa Clara, Santa Clara, Cuba

#### INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Recibido: 23/12/2025  
Aceptado: 30/12/2025

#### CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no existir conflicto de intereses

#### CORRESPONDENCIA

Maylin de la Cruz Martín  
[maylincruzmartin@gmail.com](mailto:maylincruzmartin@gmail.com)



CF: cag201252468

#### RESUMEN

El cultivo de la papaya (*Carica papaya* L.) enfrenta múltiples amenazas fitosanitarias, destacando papaya ringspot virus (PRSV), otros virus y diversos fitoplasmas. Históricamente, la evidencia científica ha revelado que las infecciones mixtas son una realidad frecuente en campos comerciales. Este artículo de opinión sostiene que estas coinfecciones representan un desafío fitosanitario de primera magnitud que trasciende la simple adición de problemas. A través del análisis de la literatura científica, se argumenta que las infecciones mixtas generan una complejidad sinérgica que (1) dificulta el diagnóstico visual por el solapamiento de síntomas, (2) complica las estrategias de manejo integrado debido a la divergencia en sus formas de transmisión, y (3) plantea interrogantes cruciales sobre la epidemiología de la enfermedad. Se concluye que es imperativo adoptar un enfoque de investigación integral y desarrollar estrategias de manejo que consideren las interacciones virus-fitoplasma-vector para mitigar el impacto de estas coinfecciones en la producción de papaya a nivel mundial.

**Palabras clave:** fitoplasmas, papaya, PRSV, Virus

#### ABSTRACT

The cultivation of papaya (*Carica papaya* L.) faces multiple phytosanitary threats, notably papaya ringspot virus (PRSV), other viruses, and various phytoplasmas. Historically, scientific evidence has revealed that mixed infections are a frequent reality in commercial fields.

This opinion article argues that these coinfections represent a phytosanitary challenge of the highest order that transcends the simple addition of problems. Through an analysis of the scientific literature, it is argued that mixed infections generate a synergistic complexity that (1) hinders visual diagnosis due to symptom overlap, (2) complicates integrated management strategies because of divergences in their transmission modes, and (3) raises crucial questions about disease epidemiology. It is concluded that it is imperative to adopt a comprehensive research approach and develop management strategies that consider virus–phytoplasma–vector interactions to mitigate the impact of these coinfections on papaya production worldwide.

**Keywords:** phytoplasmas, papaya, PRSV, virus

## INTRODUCCIÓN

La papaya (*Carica papaya* L.) se ha convertido en uno de los frutales de mayor importancia económica en las regiones tropicales y subtropicales del mundo. Su adaptabilidad, ciclo productivo continuo y la creciente demanda internacional le confieren un papel crucial en la agricultura de países como India, Brasil, Indonesia, México, República Dominicana, Nigeria, República Democrática del Congo, y Cuba, que concentran gran parte de la producción mundial (Cabrera Mederos *et al.*, 2020). En el continente americano, su consumo se encuentra entre los tres primeros lugares, con cultivares como ‘Maradol roja’, destacando por su alto potencial productivo, que puede alcanzar las 100 t por hectárea en el primer año (Cabrera Mederos *et al.*, 2020).

Sin embargo, este potencial se ve limitado por una compleja realidad fitosanitaria. Se han reportado más de 45 virus de varios grupos taxonómicos (potyvirus, begomovirus, alfamovirus, potexvirus, sobemovirus, rbdovirus y virus no clasificados), afectando el cultivo de la papaya en todo el mundo, con mayor incidencia en algunas regiones tropicales y subtropicales, altas productoras, como papaya leaf distortion mosaic virus (PLDMV), papaya lethal yellowing virus (PLYV), papaya mosaic virus (PapMV), entre otros. Entre los microorganismos patógenos que limitan la producción, papaya ringspot virus (PRSV) es, sin duda, el más devastador y el principal factor limitante a nivel global (Noa-Carrazana *et al.*, 2006; Cabrera *et al.* 2010; Villanueva-Jiménez *et al.*, 2019; Cabrera Mederos *et al.*, 2023, Quito-Avila *et al.*, 2023). Además, en la región de las Américas, se suma a esta otra amenaza reciente que es el complejo de virus que causa la enfermedad de la Meleira *i.e.*

papaya meleira virus (PMeV) (Tennant *et al.*, 2007; Fernández-Rodríguez *et al.*, 2008; Pérez-Brito *et al.*, 2012; Abreu *et al.*, 2015; Cabrera Mederos *et al.*, 2023, Nivetha *et al.*, 2025). PRSV es un potyvirus transmitido por áfidos de manera no persistente (Desbiez y Lecoq, 2021), que causa pérdidas en las plantaciones, induciendo un mosaico severo, distorsión foliar, retraso en el crecimiento, manchas aceitosas en tallos y pecíolos, y los característicos anillos concéntricos en los frutos, que los dejan totalmente inservibles para la comercialización (Tripathi *et al.*, 2008; Cabrera *et al.*, 2010; Patil y Tripathi, 2024).

De conjunto con los virus, los fitoplasmas emergen como una amenaza silenciosa, que son microorganismos pleomórficos sin pared celular pertenecientes a la clase Mollicutes (Lee *et al.*, 2000; Bertaccini y Duduk, 2009). Se encuentran asociados frecuentemente a síntomas como la escoba de bruja (proliferación de brotes axilares), amarillamientos y deformación floral. Los vectores conocidos de fitoplasmas se encuentran principalmente en el suborden Auchenorrhyncha dentro de las familias Cicadellidae, Cixidae, Delphacidae y Derbidae, y en el suborden Sternorrhyncha, en dos géneros pertenecientes a la familia Psyllidae (Weintraub y Beanland, 2006). En el caso del cultivo de papaya se destacan insectos de la familia Cicadellidae (chicharritas), como *Empoasca papayae* Oman.

Durante décadas, las investigaciones y el manejo de enfermedades en papaya se enfocaban en los virus como el PRSV o en los fitoplasmas como entidades independientes. No obstante, investigaciones recientes, han documentado una realidad más compleja y preocupante que recae en la ocurrencia de infecciones mixtas, donde los virus y diversos fitoplas-

mas coexisten en una misma planta. Este fenómeno constituye un desafío fitosanitario emergente muy complejo. Por tal motivo, en el presente artículo de opinión resalta como las infecciones mixtas en el cultivo de la papaya pueden complejizar el diagnóstico y manejo de dichas enfermedades, y qué implicaciones epidemiológicas tiene esta interacción.

## ARGUMENTACIÓN

### Diagnóstico eficaz

El desafío inmediato que plantean las infecciones mixtas es la confiabilidad del diagnóstico, especialmente aquel basado únicamente en la observación de síntomas en campo. Durante mucho tiempo, los agricultores y técnicos se han guiado por la sintomatología para identificar problemas fitosanitarios. Sin embargo, en una coinfección, esta práctica se vuelve no solo ineficaz, sino potencialmente peligrosa, llevando a conclusiones erróneas (de Moya-Ruiz *et al.*, 2025), o por el contrario, la enfermedad puede estar presente y no manifestar síntomas (Arocha *et al.*, 2005).

Se cree que estas interacciones virus-virus o virus-fitoplasmas dentro de la misma planta hospedante ejercen presiones selectivas significativas sobre las poblaciones virales, lo que podría influir en sus trayectorias evolutivas de maneras distintas a las observadas en infecciones simples (Alcaide *et al.*, 2020). Sin embargo, las implicaciones a largo plazo de estas interacciones en la evolución viral y la dinámica de la enfermedad aún no están claras, lo que requiere una mayor investigación para dilucidar completamente el problema en cuestión.

Aunque muchos virus inducen síntomas característicos, la generalidad es que cuando dos virus o un virus y un fitoplasma infectan simultáneamente la misma planta, estos se superponen y entrelazan de tal manera que se vuelve casi imposible discernir, a simple vista, el agente causal de la enfermedad. El diagnóstico de la enfermedad con base en los síntomas o la microscopía en circunstancias inapropiadas puede llevar a un diagnóstico erróneo y, subsecuentemente, a realizar esfuerzos equivocados en el manejo de la enfermedad (Camarena y De La Torre, 2008).

Esta ambigüedad de síntomas solo puede dilucidarse mediante un diagnóstico en el laboratorio. El hecho de que tanto virus como fitoplasmas, sean parásitos

obligados, que no se desarrollan sobre medios de cultivo artificiales, complejiza el diagnóstico. De esta forma, es necesario el uso de técnicas moleculares como la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para detectar el ADN de los fitoplasmas u otros virus de ADN, y la transcripción reversa seguida de PCR (RT-PCR) para detectar el ARN de los virus de ARN, como el PRSV (Cabrera *et al.*, 2010).

Estas herramientas, aunque precisas, no siempre están al alcance de los pequeños y medianos productores en países en vías de desarrollo, creando una brecha tecnológica que los deja en una situación de vulnerabilidad. La falta de un diagnóstico certero impide la aplicación de medidas de manejo específicas y efectivas, perpetuando el ciclo de la enfermedad.

### Complejidad en el manejo

Si el diagnóstico se complica, el manejo se convierte en un verdadero problema. La razón fundamental reside en las marcadas diferencias en la biología y el comportamiento de los vectores que transmiten los virus y los fitoplasmas. Una estrategia de control debe, por tanto, abordar dos frentes de batalla completamente distintos.

A modo de ejemplo, el PRSV es transmitido por áfidos o pulgones *e.g.* *Aphis gossypii* Glover y *Myzus persicae* Sulzer, de una manera no persistente (Chavan *et al.*, 2010; Flores Bautista *et al.*, 2019; Desbiez y Lecoq, 2021). Esto significa que el insecto adquiere el virus en cuestión de segundos al alimentarse de una planta infectada y puede transmitirlo inmediatamente a una planta sana, sin que exista un período de latencia. La relación es efímera: el virus no circula por el cuerpo del insecto ni se replica en él, perdiéndose rápidamente tras pocas picaduras. Esta forma de transmisión hace que la aplicación de insecticidas sea una medida totalmente ineficaz para controlar la dispersión del virus (Cabrera *et al.*, 2010; Abreu *et al.*, 2015). Por ello, el manejo del PRSV se ha centrado históricamente en otras tácticas, como el uso de barreras de cultivo *e.g.* maíz intercalado, la protección de los viveros con mallas antiáfidos, el aumento de la densidad de siembra para compensar pérdidas (eliminación) de plantas con síntomas iniciales (Villanueva-Jiménez *et al.*, 2019). También, se ha explorado la resistencia genética, ya sea mediante la búsqueda de tolerancia en accesiones nativas (Flores Bautista *et al.*, 2019), o a través de la ingeniería

genética (Fermin *et al.*, 2004; Tripathi *et al.*, 2008; Cruz y Portal, 2010).

Por el contrario, los fitoplasmas son transmitidos por insectos de la familia Cicadellidae y otros hemípteros de una manera persistente y propagativa. El insecto vector necesita alimentarse de una planta infectada durante un período prolongado para adquirir el fitoplasma, el cual luego atraviesa la pared del intestino, circula por la hemolinfa y se replica en diversos tejidos del insecto antes de llegar a las glándulas salivales. Este proceso, llamado período de latencia, puede durar semanas. Una vez que el insecto se vuelve infectivo, lo será de por vida, transmitiendo el microorganismo patógeno (Weintraub y Beanland, 2006; Bertaccini y Duduk, 2009). En este caso, el control químico del vector puede tener cierta eficacia para reducir la población de insectos y, por ende, la propagación de la enfermedad, aunque no es una solución definitiva. Hay otros aspectos a tener en cuenta y que complejizan el manejo: un fitoplasma se puede transmitir por uno o varios vectores, dependiendo del grado de especificidad en la interacción fitoplasma-insecto. Existen fitoplasmas con baja especificidad por el vector y otros sólo se transmiten por uno. También el rango de plantas hospedantes para cada fitoplasma depende del comportamiento alimenticio del vector. Vectores monófagos u oligófagos, diseminan el fitoplasma entre una o pocas especies vegetales, en cambio, si el insecto se alimenta de diferentes especies vegetales, el fitoplasma afectará a un mayor rango de plantas.

A pesar de los esfuerzos realizados, hasta el momento no se han logrado manejar exitosamente los virus y fitoplasmas en condiciones de campo, principalmente debido a la falta de cultivares de papaya resistentes con aceptación agronómica. Por lo tanto, el desarrollo de variedades de papaya resistentes ya sea mediante mejoramiento convencional o mediante intervenciones biotecnológicas, con características agronómicas aceptables y frutos de calidad, es una prioridad. La implementación exitosa de estos programas de mejoramiento para la resistencia a virus depende en gran medida de la identificación y selección de genotipos superiores de papaya que sean resistentes (Mishra *et al.*, 2016).

Actualmente, las pérdidas de rendimiento se minimizan mediante el manejo de las prácticas culturales

entre ellas el empleo de formulaciones de nutrientes que actúan mejorando los activadores y precursores de las enzimas de defensa (Chinnasamy *et al.*, 2025). Lograr la concreción de métodos convencionales de manejo de virus (empleo de barreras, eliminación de plantas enfermas, uso de malla antiáfidos en los viveros, formulaciones de nutrientes) unido al conocimiento de la biología de los vectores y el mejoramiento de la resistencia genética, constituye la única alternativa para disminuir las afectaciones en campo y el sostenimiento de las producciones.

### Interacciones virus-fitoplasma-vector

Más allá de los retos prácticos de diagnóstico y el manejo, las infecciones mixtas abren interrogantes fundamentales sobre la epidemiología de las enfermedades. La interacción entre varios virus y fitoplasmas dentro de una misma planta hospedante no es neutral. Es muy probable que exista algún tipo de sinergia o antagonismo que module la severidad de la enfermedad y la capacidad de transmisión de estos microorganismos patógenos.

Las infecciones mixtas pueden producir:

- Complementación: un virus facilita la replicación, movimiento o transmisión de otro, generando sinergismo (títulos virales altos, movimiento, tropismo celular o tisular alterado, expansión del rango de hospedadores, mayor transmisión y mayor infectividad específica que generan síntomas más severos y mayor daño al cultivo)
- Interferencia: un virus reduce la acumulación o síntomas del otro (este tipo de relación puede generar antagonismo, protección cruzada, exclusión mutua o supresión competitiva)
- Sin efecto aparente: se producen cambios sutiles en la dinámica poblacional y transmisión (tolerancia) (Sánchez-Tovar *et al.*, 2025)

El orden temporal de infección (simultánea vs secuencial) puede modificar fuertemente la carga viral acumulada y la severidad de la enfermedad. El orden de las infecciones virales en las plantas es significativo en la carga viral. En ciertos casos puede ser beneficioso para el hospedante, ya que la infección previa con un aislado viral atenuado puede prevenir la infección posterior por otro virulento, un fenómeno conocido como protección cruzada. Sin embargo, las infecciones mixtas son frecuentemente perjudiciales, e independientemente del momento de la

infección y centrándose en la transmisión de virus de plantas mediada por insectos vectores, la competencia dentro del hospedante puede no ser necesariamente beneficiosa e incluso podría facilitar una mayor transmisión y dispersión de la enfermedad. Estos principios se extrapolan a cultivos perennes tropicales como la papaya, donde las plantas permanecen expuestas a múltiples rondas de inoculación por vectores.

Se plantea que una planta debilitada por un microorganismo patógeno determinado podría ser más susceptible a la infección por otros (Cabrera *et al.*, 2010). En este sentido, la alteración fisiológica y el estrés inducido por un fitoplasma (que afecta el floema y el balance hormonal) podría crear un entorno más favorable para la replicación de virus (Yu y Wei, 2025), como PRSV, o para romper cualquier resistencia basal de la planta. Además, los fitoplasmas alteran fisiológicamente las plantas hospederas y las hacen más atractivas para los insectos, al aumentar su fase vegetativa, lo que se cree que permite que estas sean visitadas en mayor proporción por estos y al alimentarse realicen la dispersión de los fitoplasmas a plantas sanas (Lamilla-Monje y Franco-Lara, 2019). Sin embargo, Cabrera Mederos *et al.* (2022) encontraron que PapVX solo se detectó en plantas de papaya sin infección por PRSV, lo que pudiera indicar el posible papel del potexvirus como agente protector contra el PRSV.

Asimismo, la presencia de una infección mixta podría tener un impacto significativo en la relación con los vectores. Se sabe que los virus y fitoplasmas pueden manipular el comportamiento y el desempeño de sus insectos vectores para favorecer su propia dispersión. Aún se desconoce si una planta con una infección mixta puede ser más atractiva para los áfidos vectores de virus o para las chicharritas y si pudiera alterar la eficiencia de adquisición y transmisión de ambos microorganismos patógenos. Esto pudiera contribuir a una mejor comprensión de la dinámica de epidemias en regiones donde las coinfecciones son comunes. La planta infectada deja de ser un individuo aislado para convertirse en un nodo dentro de una red compleja de interacciones ecológicas que incluyen al menos dos microorganismos patógenos y sus insectos vectores.

Se ha demostrado que el momento de la infección y la densidad de inoculación mediada por insectos

vectores influyen significativamente en el desarrollo de la enfermedad, lo cual es esencial para establecer umbrales de control económico en sistemas de apoyo a la toma de decisiones (Borgolte *et al.*, 2024). En consecuencia, es necesario determinar si la co-transmisión viral contribuye a infecciones mixtas simultáneas o si, por el contrario, las infecciones secuenciales son más frecuentes, lo que indicaría una menor frecuencia de cotransmisión en los cultivos, lo que podría afectar la virulencia del virus y la dinámica poblacional.

Finalmente, la presencia de plantas con infecciones mixtas actúa como un reservorio compartido y potenciado. Mientras que una planta con PRSV solo puede ser fuente de virus para áfidos, una planta coinfectada puede ser fuente de virus y de fitoplasmas, contribuyendo simultáneamente dos ciclos epidemiológicos y perpetuando ambos microorganismos patógenos en el agroecosistema con mayor eficacia, lo que dificulta enormemente cualquier esfuerzo de erradicación.

### Enfoque integral

Las infecciones mixtas compuestas por virus-virus y virus-fitoplasmas constituyen un desafío fitosanitario de primera magnitud para la producción de papaya a nivel mundial. Lejos de ser una simple suma de problemas, estas coinfecciones generan una complejidad sinérgica que opera en múltiples niveles. Dificultan el diagnóstico al crear una diversidad de síntomas superpuestos, obligando a recurrir a costosas técnicas moleculares y complican el manejo al requerir estrategias que sean efectivas contra dos o más microorganismos patógenos con modos de transmisión diferente (Tripathi *et al.*, 2008; Cabrera *et al.*, 2010; Flores Bautista *et al.*, 2019).

A su vez, al desconocerse las interacciones entre los microorganismos patógenos y sus vectores, se hace imperativo un cambio de paradigma en la investigación y la extensión agrícola. Las estrategias de manejo deben ser integrales y dinámicas, basadas en un diagnóstico preciso y en el conocimiento de la realidad local.

Las infecciones mixtas no son exclusivas de los cultivos. Las malezas constituyen un importante reservorio de estos microorganismos patógenos, facilitando la persistencia de los fitoplasmas y los virus en las áreas de cultivo (Yu y Wei, 2025). El papel de las

plantas reservorio en los sistemas de cultivo constituye otro reto en el manejo de estas enfermedades.

Por lo tanto, es preciso comprender la interacción molecular entre virus y fitoplasmas dentro de la planta hospedante, evaluar el impacto de las coinfecciones en la ecología de los vectores, incluyendo su comportamiento, preferencia y eficiencia de transmisión, evaluar los hospedantes alternativos, desarrollar y validar métodos de diagnóstico rápidos, económicos y accesibles que permitan la detección temprana de estos microorganismos patógenos en campo, e identificar fuentes de resistencia múltiple en el germoplasma nativo de papaya y especies relacionadas, que confieran protección tanto a virus y fitoplasmas.

Solo a través de un enfoque holístico que considere al patosistema en toda su complejidad se podrá desarrollar tácticas de control más efectivas y sostenibles, asegurando el futuro de un cultivo tan importante para las economías tropicales.

## BIBLIOGRAFÍA

- ABREU, P., ANTUNES T. F., MAGAÑA-ÁLVAREZ, A., PÉREZ-BRITO, D., TAPIA-TUSSELL, R., VENTURA, J. A., FERNANDES, A. and FERNANDES, P. 2015. A Current Overview of the Papaya meleira virus, an Unusual Plant Virus. *Viruses*, 7 (4): 1853-70.
- ALCAIDE, C., RABADÁN, M. P., MORENO-PÉREZ, M. G. and GÓMEZ, P. 2020. Implications of mixed viral infections on plant disease ecology and evolution. *Advances in Virus Research*, 106: 145-169.
- AROCHA, Y., LÓPEZ, M., PIÑOL, B., FERNÁNDEZ, M., PICORNELL, B., ALMEIDA, R., PALENZUELA, I. WILSON, M. R. and JONES, P. 2005. 'Candidatus Phytoplasma graminis' and 'Candidatus Phytoplasma caricae', two novel phytoplasmas associated with diseases of sugarcane, weeds and papaya in Cuba. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 55: 2451-2463.
- BERTACCINI, A. and DUDUK, B. 2009. Phytoplasma and phytoplasma diseases: a review of recent research. *Phytopathologia Mediterranea*, 48 (3): 355-378.
- BORGOLTE, S., VARRELMANN, M. and HOS-SAIN, R. 2024. Time point of virus yellows infection is crucial for yield losses in sugar beet, and co-infection with beet mosaic virus is negligible under field conditions. *Plant Pathology*, 73: 2056-2070.
- CABRERA MEDEROS, D., DEBAT, H., TORRES, C., PORTAL, O., JARAMILLO ZAPATA, M., TRUCCO, V., FLORES, C., ORTIZ, C., BARDARACCO, A., ACUÑA, L., NOME, C., QUI-TO-AVILA, D., BEJERMAN, C., CASTELLANOS COLLAZO, O., SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ, A. and GIOLITTI, F. 2022. An Unwanted Association: The Threat to Papaya Crops by a Novel Potexvirus in Northwest Argentina. *Viruses*, 14: 2297.
- CABRERA MEDEROS, D., GIOLITTI, F., CRUZ, M., LEIVA MORA, M., TRUCCO, V. and PORTAL, O. 2023. Viruses infecting papaya (*Carica papaya* L.). En: AWASTHI, L. P. (Ed.). *Viral Diseases of Field and Horticultural Crops*. Elsevier, San Diego, CA, United States of America, pp. 567-579.
- CABRERA MEDEROS, D., GIOLITTI, F., LEIVA MORA, M. and PORTAL, O. 2020. Papaya ringspot virus-*Carica papaya* pathosystem. En: AWASTHI, L. P. (Ed.). *Applied Plant Virology: Advances, Detection, and Antiviral Strategies*. Elsevier, San Diego, CA, United States of America, pp. 461-469.
- CABRERA, D., GARCÍA, D. y PORTAL, O. 2010. Virus de la mancha anular de la papaya (PRSV-p): Biología, epifitología y diversidad genética como base para el manejo mediante técnicas biotecnológicas. *Biotecnología Vegetal*, 10 (2): 67-77.
- CAMARENA GUTIÉRREZ, G. y DE LA TORRE ALMARAZ, R. 2008. Fitoplasmas: síntomas y características moleculares. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 14 (2): 81-87.
- CHAVAN, V. M., TOMAR, S. P. S. and DHALE, M. G. 2010. Management of papaya ring spot virus (PRSV-P) of papaya under Pune conditions. *Acta Horticulturae*, 851 (69): 447-452.
- CHINNASAMY, K., KRISHNAN, N. K., BALASUBRAMANIAM, M., BALAMURUGAN, R., LAKSHMANAN, P., KARUPPASAMI, K. M., KARUPPANNAN, M. S., THIYAGARAJAN,

- E., ALAGARSWAMY, S. and MUTHUSAMY, S. 2025. Nutrient Formulation - A Sustainable Approach to Combat PRSV and Enhance Productivity in Papaya. *Agriculture*, 15: 201.
- CRUZ, M. y PORTAL, O. 2010. Estrategias para la obtención de plantas transgénicas de papaya con resistencia al Virus de la mancha anular de la papaya (PRSV). *Biotechnología Vegetal*, 10 (4): 195-207.
- DE MOYA-RUIZ, C., JUÁREZ, M. and GÓMEZ, P. 2025. Revealing hidden viruses inducing similar yellowing symptoms or remaining asymptomatic in cucurbit crops. *Plant Pathology*, 74: 270-282.
- DESBIEZ, C. and LECOQ, H. 2021. Papaya ringspot virus (Potyviridae). *En: BAMFORD, D. H. and ZUCKERMAN, M. (Eds.). Encyclopedia of Virology*, 4th ed. Elsevier, Academic Press, New York, U. S. A., pp. 520-527.
- FERMIN, G., INGLESSIS, V., GARBOZA, C., RANGEL, S., DAGERT, M. and GONSALVES, D. 2004. Engineered resistance against Papaya ringspot virus in Venezuelan transgenic papayas. *Plant Disease*, 88: 516-522.
- FERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, T., RUBIO, L., CARBALLO, O. and MARYS, E. 2008. Genetic variation of papaya ringspot virus in Venezuela. *Archives of Virology*, 153: 343-349.
- FLORES BAUTISTA, R., ÁVILA RESÉNDIZ, C., VILLANUEVA JIMÉNEZ, J. A., NAVA DÍAZ, C. y BECERRA LEOR, E. N. 2019. Comportamiento de accesiones nativas de *Carica papaya* inoculadas con PRSV-p mediante *Aphis nerii*. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 37 (1): 147-158.
- LAMILLA-MONJE, J. R. y FRANCO-LARA, L. 2019. Genómica de las interacciones entre fitoplasmas, hospederos vegetales e insectos vectores. *Revista Bistua Facultad de Ciencias Básicas*, 17 (3): 143-165.
- LEE, I. M., DAVIS, R. E. and GUNDERSEN-RINDAL, D. E. 2000. Phytoplasma: Phytopathogenic Mollicutes. *Annual Review of Microbiology*, 54 (1): 221-255.
- MISHRA, R., GAUR, R. K. and PATIL, B. L. 2016. Current knowledge of viruses infecting papaya and their transgenic management. *En: GAUR, R., PETROV, N., PATIL, B. and STOYANOVA, M. (Eds.). Plant Viruses, Evolution and Management*. Springer, Singapore, pp. 189-203.
- NIVETHA, T., RENUKADEVI, P., GAYATHRI, M., INDRA, N., VIDHYA, D. and RAJAGOPAL, B. 2025. Global scenario of viruses infecting papaya. *3 Biotech*, 15: 208.
- NOA-CARRAZANA J. C., GONZÁLEZ-DE-LEÓN, D., RUIZ-CASTRO, B. S., PIÑERO, D. and SILVA-ROSALES, L. 2006. Distribution of Papaya ringspot virus and Papaya mosaic virus in papaya plants (*Carica papaya*) in Mexico. *Plant Disease*, 90: 1004-1011.
- PATIL, B. L. and TRIPATHI, S. 2024. Differential expression of microRNAs in response to Papaya ringspot virus infection in differentially responding genotypes of papaya (*Carica papaya* L.) and its wild relative. *Frontiers in Plant Science*, 15: 1398437.
- PÉREZ-BRITO, D., TAPIA-TUSSELL, R., CORTÉS-VELÁZQUEZ, A., QUIJANO-RAMAYO, A., NEXTICAPAN-GARCÍA, A. and MARTÍN-MEX, R. 2012. First report of papaya melevira virus (PMeV) in México. *African Journal of Biotechnology*, 11: 13564-13570.
- QUITO-ÁVILA, D. F., REYES-PROAÑO, E., CAÑADA, G., CORNEJO-FRANCO, J. F., ÁLVAREZ-QUINTO, R., MOREIRA, L., GRINSTEAD, S., MOLLOV, D. and KARASEV, A. V. 2023. Papaya Sticky Disease caused by virus "couples": A challenge for disease detection and management. *Plant Disease*, 107: 1649-1663.
- SÁNCHEZ-TOVAR, M. R., RIVERA-BUSTAMANTE, R. F., SAAVEDRA-TREJO, D. L., GUEVARA-GONZÁLEZ, R. G. and TORRES-PACHECO, I. 2025. Mixed Plant Viral Infections: Complementation, Interference and Their Effects, a Review. *Agronomy*, 15: 620.
- TENNANT, P. F., FERMIN, G. A. and ROYE, M. E. 2007. Viruses infecting papaya (*Carica papaya* L.): Etiology, pathogenesis, and molecular biology. *Plant Viruses*, 1: 178-188.
- TRIPATHI, S., SUZUKI, J. Y., FERREIRA, S. A. and GONSALVES, D. 2008. Papaya ringspot virus-P: characteristics, pathogenicity, sequence variability and control. *Molecular Plant Pathology*, 9 (3): 269-280.
- VILLANUEVA-JIMÉNEZ, J. A., OSORIO-ACOSTA, F., HERNÁNDEZ-CASTRO, E., TÉLIZ-ORTIZ, D., AVILA-RESÉNDIZ, C., ABATO-ZÁRATE, M., REYES-PÉREZ, N., MORA-AGUILERA,

A., CANO-REYES, O., RETA-MENDIOLA, J. L., CABRERA-MIRELES, H. and GONZÁLEZ-MUNGUÍA, M. V. 2019. Integrated management of papaya pests in Veracruz: Papaya ringspot virus, papaya mealybug and mites. *Acta Horticulturae*, 1250 (10): 63-68.

WEINTRAUB, P. G. and BEANLAND, L. 2006. Insect vectors of phytoplasmas. *Annual Review of Entomology*, 51 (1): 91-111.

YU, S.-S. and WEI, W. 2025. Beyond Single-Pathogen Models: Understanding mixed infections involving phytoplasmas and other plant pathogens. *Plants*, 14: 2049.

**CITAR COMO:**

DE LA CRUZ-MARTÍN, M. 2025. La compleja realidad de las infecciones mixtas por virus y fitoplasmas en el cultivo de la papaya (*Carica papaya* L.) . *Centro Agrícola*, 52 (2025) e2468



Artículo de **libre Acceso** bajo los términos de una *Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-SinDerivar 4.0 Internacional*. Se permite, sin restricciones el uso, distribución, traducción y reproducción del documento, siempre que la obra sea debidamente citada.